(5) HADORN, E. 1954. *Ontogenetische Aenderungen im Gehalt an Isoxanthopterin bei verschiedenen Genotypen von Drosophila melanogaster.* Exper. *X*/12, 483-484.
(6) HARNISCH, O. 1955. *Reduktionsorte im Körper der Larve von Chironomus plumos. in Anaerobiose.* Naturwiss. *42*, 612.
(7) KOSENOW, W. 1956. *Lebende Blutzellen im Fluoreszenz- und Phasenkontrastmikroskop.* S. Karger, Basel.
(8) KRIEG, A. 1953. *Mikroskopische Studien in vivo zur Zytologie der Hefezelle.* Exper. *X*/4, 172-173.
(9) LEES, A. D. 1955. *The Physiology of Insect Diapause.* Cambridge University Press.
(10) RAHM, U. H. 1952. *Die innersekretorische Steuerung der postembryonalen Entwicklung von Sialis lutaria L (Megaloptera).* Rev. suisse Zool. *59*/4, 173-237.
(11) SCHNEIDER, F. 1948. *Beitrag zur Kenntnis der Generationsverhältnisse und Diapause räuberischer Schwebfliegen (Syrphidae, Dipt.).* Mittl. Schweiz. Ent. Ges. *21*, 249.
(12) STRUGGER, S. 1949. *Fluoreszenzmikroskopie und Mikrobiologie.* M. u. S. Schaper, Hannover.
(13) WEISSMANN, Ch. 1953. *Die Vitalfärbung mit Acridin-orange an Amphibienlarven.* Z. Zellforsch. *38*, 374-408.
(14) WIESMANN, R. 1950. *Untersuchungen über die Diapause der Puppe der Kirschfliege Rhagoletis cerasi L.* Mittl. Schweiz. Ent. Ges. *23*, 207.
(15) WIGGLESWORTH, V. B. 1950. *The principles of insect physiology.* Methuen, London.
(16) WILLIAMS, C. M. 1949. *The prothoracic glands of insects in retrospect and in prospect.* Biol. Bull. *97*/1, 111-114.

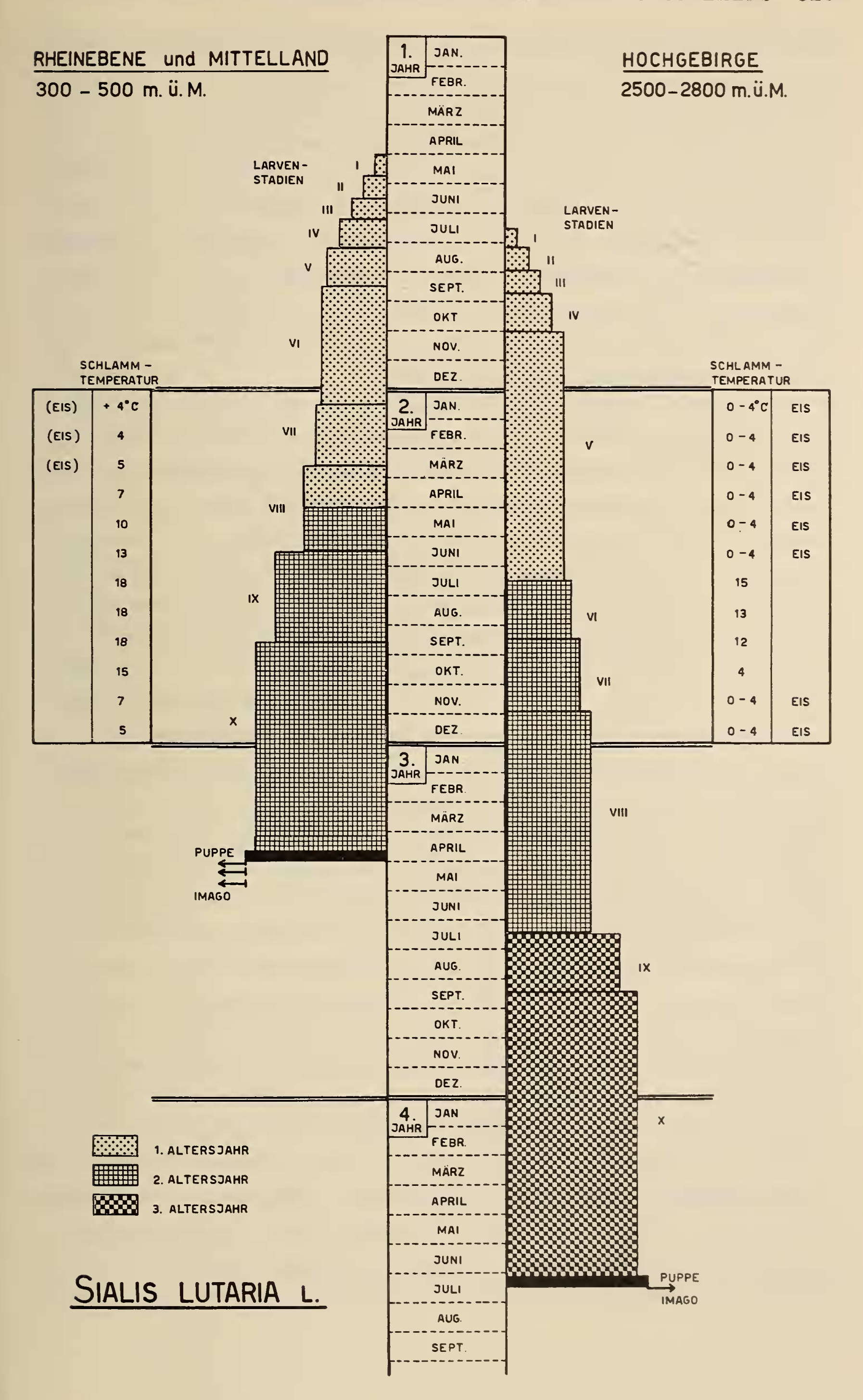
Nº 14. **R. Geigy** und **D. Grobe**, Basel. — Die ökologische Abhängigkeit des Metamorphose-Geschehens bei *Sialis lutaria* L. (Mit 1 Textabbildung.)

(Aus der Zoologischen Anstalt, Basel.)

In vier Walliser Hochgebirgsseen oberhalb Zermatt, d. h. in zwei Riffelseen (2.760 und 2.740 m. ü. M.) und in zwei Schwarzseen (2.550 und 2.520 m. ü. M.), wurden Kolonien der Schlammfliege *Sialis lutaria* nachgewiesen. Die Flugzeiten finden dort frühestens

Anfang Juli, spätestens Ende Juli oder anfangs August innert weniger Tage statt, wobei die Imagines sehr kurzlebig sind. Der dritte Riffelsee (2.770 m ü. M.) und der dritte Schwarzsee (2.560 m ü. M.), die beide im Spätsommer regelmässig austrocknen, beherbergen keine *Sialis*-Larven. Auch die ständig Wasser führenden Stellisee (2.536 m ü. M.), Grünsee (2.300 m. ü. M.) und der unterhalb des Gornergrates gelegene See „Obere Kelle" (2.913 m ü. M.) sind frei von *Sialis*. Da bei gut untersuchten *Sialis*-Kolonien im Mittelland (Sempacher- und Vierwaldstättersee) sowie in der Rheinebene (Rosenau, Ober-Elsass) die Flugzeit regelmässig in den letzten Apriltagen beginnt und sich bis Ende Mai ausdehnt, schien es interessant, die Ursachen des veränderten Metamorphose-Verhaltens im Hochgebirge zu ergründen. Im Verlauf verschiedener mehrtägiger Exkursionen nach den genannten Hochgebirgsseen im Oktober 1956, Juni, Juli (hier zweimal) und September 1957, sowie auf Grund von Beobachtungen bei der Laboratoriumshaltung solcher Larven, ergaben sich zunächst folgende in der graphischen Darstellung (Abb. 1) enthaltene Feststellungen.

Während die Mittellandseen im Winter nur ausnahmsweise und dann höchstens während wenigen Wochen zufrieren, sind die hier interessierenden Hochgebirgsseen während rund 8 Monaten regelmässig mit einer bis meterdicken Eisschicht überzogen, die im Allgemeinen erst in der zweiten Junihälfte auftaut. Die Entwicklungszeit der *Sialis*larven im Seeschlamm bis zum Metamorphosebeginn dauert im Hochgebirge infolge langanhaltender niedriger Temperaturen drei Jahre, gegenüber den zwei Jahren im Tiefland. Das An-Land-Kriechen der verpuppungsbereiten Larven fällt in den Riffel- und Schwarzseen mit dem Eisfreiwerden des Sees zusammen. Die in Ufernähe bereitstehenden Larven zeigen häufig schon den Beginn der Retraktion des Kiemeninhaltes, d. h. das typische Merkmal des Metamorphosebeginns, verlassen aber das Wasser erst, wenn sie in der sich aufwärmenden Schmelzzone (bei etwa 10° C) ihre volle Beweglichkeit erreicht haben. Aus diesem Grunde kommt es zu einer Aufstauung vieler reifer Larven, die dann in grosser Zahl fast gleichzeitig den See verlassen. Hier beschränkt sich dieser Vorgang zeitlich nicht wie im Mittelland auf mehrere Wochen, sondern auf Tage. Die dreijährigen Larven verpuppen sich somit im 4. Kalenderjahr nach ihrem Schlüpfen aus dem Ei in unmittelbarer Nähe der Wasser-Land-Linie im dicht ver-


RHEINEBENE und MITTELLAND
300 – 500 m. ü. M.
HOCHGEBIRGE
2500–2800 m.ü.M.
1. JAHR
JAN.
FEBR.
MÄRZ
APRIL
MAI
JUNI
JULI
AUG.
SEPT.
OKT
NOV.
DEZ.
2. JAHR
3. JAHR
4. JAHR
LARVEN-STADIEN
I
II
III
IV
V
VI
VII
VIII
IX
X
SCHLAMM-TEMPERATUR
(EIS) + 4°C
(EIS) 4
(EIS) 5
7
10
13
18
18
18
15
7
5
0 - 4°C EIS
0 - 4 EIS
15
13
12
4
PUPPE
IMAGO
1. ALTERSJAHR
2. ALTERSJAHR
3. ALTERSJAHR
SIALIS LUTARIA L.

flochtenen Alpenrasen. Wird dieser, wie dies im Juli häufig der Fall ist, intensiv von der Sonne durchwärmt, so kann die Puppenperiode in wenigen Tagen zurückgelegt werden und es kommt zu einer konzentrierten Schwärmzeit der Imagines mit Begattung und Eiablage. Da kein Schilfgürtel und auch sonst keine über das Wasser ragende Vegetation vorhanden ist, werden die am oder im Wasser stehenden Felsblöcke an ihren abfallenden Flächen mit Gelegen bepflastert, oft in mehreren Lagen übereinander. Dies kann dem Schlüpfen vieler Junglarven aus den unteren Schichten abträglich sein, obschon die Oberschichten durch Witterungseinfluss häufig aufklaffen und ganze Partien freigeben.

Die Abb. 1 zeigt vergleichsweise auch den zeitlichen Ablauf der jeweils von Häutungen unterbrochenen Larvenperioden im Tiefland und im Hochgebirge. Auf Grund vieler Messungen von Larven der meisten Stadien zu verschiedenen Jahreszeiten, vor allem am mittleren Riffel- und Schwarzsee, kamen wir zur Auffassung, dass im Hochgebirge dieselbe Stadienfolge vorliegt und dass das Wachstum von Häutung zu Häutung ebenfalls analog verläuft, jedesmal wenn dies die Temperatur und die übrigen biologischen Bedingungen in den Sommermonaten zulassen. — Ein Vergleich der in Abb. 1 für das 2. Jahr beispielsweise aufgeführten Schlammtemperaturen zeigt folgendes. Im Tiefland besitzen wir für diese Temperaturen des Sempachersees Durchschnittswerte aus 3 Jahren. Es stellt sich heraus, dass ein Minimum von + 4° C, auch bei Eisbildung an der Oberfläche, nie unterschritten wird und dass sich die Temperatur im April auf 7° bis gegen 10° erhöht. Unter diesen Bedingungen verlässt die reife Larve im 2. Jahr ihren Standort und bewegt sich gegen das Ufer zu. Tieflandlarven zeigten erste Metamorphose-Symptome (Kiemenretraktion) nicht bevor sie an Land gegangen waren. — Die Schlammtemperaturen im Hochgebirge (maximale Tiefe des mittleren Riffelsees ca 9—10 m) beruhen lediglich auf Stichproben. Sie können sich während der Vereisung 0° C nähern, wenn nämlich die Eisschicht den Schlamm berührt oder sogar oberflächlich erfasst. Vorübergehendes Einfrieren wird übrigens von den Larven ohne weiteres ertragen. Die entsprechende Aufwärmung erfolgt etwa drei Monate (Juni, Juli) später, aber viel rascher. Im dritten Jahr wird die reif gewordene Hochgebirgslarve etwas vor diesem Zeitpunkt ihren Standort verlassen und sich dem Ufer nähern. Der Austritt aus dem Wasser

kann sich jedoch, wie erwähnt, bei langsamem Auftauen noch verzögern.

Es wäre aber ein Irrtum, wollte man das verzögerte Einsetzen der Metamorphose bei den reifen Gebirgslarven einzig mit den Temperaturverhältnissen erklären. Dies zeigen vergleichende Versuche mit Larven aus der Rheinebene und dem Hochgebirge, die im Laboratorium verschiedenen Temperaturen ausgesetzt worden sind. Wie schon früher und nun auch in diesem Vergleichsversuch nachgewiesen, gelingt es, Tieflandlarven die im November aus der dort herrschenden Schlammtemperatur von + 4° C in erhöhte Temperaturen von 23°—24° eingesetzt werden, etwa innert Monatsfrist zu vollständiger Verwandlung zu bringen. Je später diese Temperaturerhöhung vorgenommen wird, desto schneller gelingt die Verwandlung, so z. B. im Februar schon innert 15 Tagen, im April innert einer Woche. Im Gegensatz dazu sind Hochgebirgslarven, die in derselben Zeitfolge warm gestellt werden, nie zu voller Verwandlung zu bringen. Sie zeigen lediglich gewisse Anläufe zur Metamorphose wie z. B. Kiemenretraktionen, die jedoch auf verschiedenen Stufen stehenbleiben und meist tödlich ausgehen. Nur ganz vereinzelt kann Puppenbildung provoziert werden, besonders gegen Winterende.

Erst ab Anfang Juni zeigen auch die Hochgebirgslarven volle Bereitschaft zur Metamorphose, indem dann nach einer Temperaturerhöhung von 4 auf 14° innert 22 Tagen Imagines erhalten werden. (Wir wählten diesmal nicht 23°, weil wir diese Temperatur als überoptimal erkannt und bei 14° C mit weniger Ausfällen zu rechnen hatten.) Aber selbst wenn Hochgebirgslarven jetzt bei + 4° belassen werden, so schreitet der Metamorphoseprozess auch in dieser tiefen Temperatur ganz langsam weiter, indem erst nach 40 Tagen die Kiemenretraktion beendet ist und nach 60 Tagen Puppen schlüpfen. Innerhalb eines anderen Versuches zeigte sich, dass etwas später im Jahr, nämlich im Monat Juli, auch bei Haltung in + 4° C der Ablauf der Metamorphose beschleunigt wird und zwar erfolgt die Kiemenretraktion nach durchschnittlich 22 Tagen, die Puppenbildung nach 40 Tagen. Imagines können bei 4° C nur höchst selten schlüpfen, obwohl sie unter der Puppenhaut vorgebildet sind. Dieser Versuch illustriert auch die besondere Elastizität der Hochgebirgslarven (im Gegensatz zu Tieflandlarven) gegenüber tiefen Temperaturen, sobald sie Metamorphosebereitschaft erlangt

haben. Dank diesem Umstand können sie sich an der aufbrechenden Eisschranke sammeln und, z. T. schon mit retrahierenden Kiemen, diejenige Temperaturschwelle abwarten, die für das An-Land-Gehen und die Verpuppung erforderlich ist.

Werden Hochgebirgslarven, die das Datum ihrer natürlichen Metamorphose erreicht haben (Juli oder August) darüber hinaus in 0° C gehalten, so lässt sich ihre Verwandlung auch nicht mehr ganz unterdrücken. Es treten dann nämlich die ersten Metamorphose-Symptome bis zur maximalen Kiemenretraktion dennoch auf, jedoch ist unter diesen Bedingungen eine Puppenhäutung oder gar das Schlüpfen einer Imago nicht möglich. Sobald sie aber in 14° C verbracht werden, läuft die Vollmetamorphose normal ab.

Es deutet alles darauf hin, dass bei diesen Hochgebirgs-Kolonien von *Sialis lutaria* der hormonale Apparat, welcher die Metamorphose lenkt (vergl. Rahm, 1952) auf späteren Funktionsbeginn eingestellt ist, als im Tiefland. Auch bei künstlicher Temperaturerhöhung lässt sich diese vielleicht genetisch fixierte Spättempierung des Metamorphosegeschehens nicht ohne weiteres aufheben, und deshalb keine Angleichung an die Metamorphose der Tieflandlarven erreichen. Es sind Versuche im Gang, um diesen Punkt weiter abzuklären.

LITERATURVERZEICHNIS

Geigy, R. 1937. *Beobachtungen über die Metamorphose von Sialis lutaria.* Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. Bd. XVII.

Rahm, U. 1952. *Die innersekretorische Steuerung der postembryonalen Entwicklung von Sialis lutaria L. (Megaloptera).* Rev. suisse Zool. T. 59. S. 173-237.